

УДК 631.526.325:[581.163+631.523]
DOI <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2021.120.3>

ЕФЕКТИВНІ МЕТОДИ СЕЛЕКЦІЇ ВИСОКОПРОДУКТИВНИХ СОРТІВ ТЮТЮНУ ШЛЯХОМ АПОМІКСИСУ ТА ГЕТЕРОЗИСУ

Глюдзык-Шемота М.Ю. – к. с.-г. н.,

асистент кафедри фундаментальних медичних дисциплін медичного факультету № 2,
Ужгородський національний університет

У статті наведено результати досліджень щодо впровадження на практиці ефективних методів селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису та гетерозису. Забезпечення високого рівня продуктивності досягається шляхом поліпшення технічних показників та продуктивності тютюнової сировини в селекційній практиці, причому фундаментальну роль відведено вивченню мінливості та успадкуванню цінних господарських ознак під час гібридизації. Автором проаналізовано методики застосування апоміксису та доведено переваги цього методу над гетерозисними гібридами класичної селекції. У статті розкрито переваги селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису та гетерозису. Апоміксис дозволяє закріпити ознаку високої стійкості проти хвороб, ефекту гетерозису, переведення стерильних форм на фертильну основу за потреби, а також забезпечує використання мутантів із комплексом цінних ознак у вигляді господарсько-цінного вихідного матеріалу. Апоміксис привертає велику увагу дослідників завдяки потенційній цінності для сільського господарства. Впровадження його властивостей може стати предикатом «зеленої революції», адже завдяки апоміксису будь-яка гібридна ознака може зафіксуватися у наступних поколіннях, зберігаючи корисні гібридні властивості батьківських форм. Варто приділяти все більше уваги вивченню генетичних механізмів рослинного гетерозису задля того, щоб зрозуміти регуляцію та режими активності ключових генів, які впливають на цей процес. Створення завдяки апоміксису клонального насіння збільшить фенотипову однорідність фермерських полів; останнє відіграє неоціненну роль для ефективного збору та переробки високопродуктивних сортів тютюну. Дослідження молекулярних і генетичних основ регуляції апоміксису має важливе значення для розуміння його еволюційних перспектив і впровадження елементів успішної селекції високопродуктивних сортів тютюну. Виявлення нових та рідкісних мікроознак, безпосереднє використання мутантів із набором цінних ознак у вигляді господарсько-цінного вихідного матеріалу, скорочення селекційного процесу та закріплення гетерозису можливе завдяки організованій селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису.

Ключові слова: методи; селекція, високопродуктивні сорти, тютюн апоміксис, гетерозис, сорти, урожайність, економічна ефективність.

Hliudzyk-Shemota M. Effective methods of breeding high-yield tobacco varieties by means of apomixis and heterosis

The article presents the results of research on the application of effective methods of breeding highly productive tobacco varieties by means of apomixis and heterosis. Provision of high level productivity is achieved by improving technical indicators and productivity of tobacco raw material in breeding practice, the fundamental role is given to the study of variability and inheritance of valuable economic traits in hybridization. The author analyzed the methods of apomixis application and proved the advantages of this method over heterosis hybrids of classical breeding. The article reveals the advantages of selection of high-yield tobacco varieties by apomixis and heterosis. Apomixis allows us to fix the trait of high resistance to diseases, the effect of heterosis and transfer of sterile forms on a fertile basis if necessary and provides the use of mutants with a complex of valuable traits as economically valuable source material. Apomixis has attracted a lot of attention of researchers due to its potential value for agriculture. The introduction of its properties can be a predicate of the "green revolution", because thanks to apomixis any hybrid trait can be fixed in the next generations, preserving the useful hybrid properties of the parental forms. More and more attention should be paid to the study of genetic mechanisms of plant heterosis in order to identify the genes involved in it, to understand the regulation and modes of activity of key genes affecting plant heterosis. Creation of clonal seed due to apomixis will increase phenotypic homogeneity of farmers' fields, the latter

forming an invaluable aspect of efficient harvesting and processing of high-yield tobacco varieties. The study of the molecular and genetic basis of apomixis regulation is essential for understanding its evolutionary perspectives as well as for introducing elements for successful breeding of high-yield tobacco varieties. Identification of new and rare micro traits, direct use of mutants with a set of valuable traits as economically valuable source material, shortening of the breeding process and fixation of heterosis – all the above mentioned is possible due to organized breeding of high-yield tobacco varieties by apomixis.

Key words: *methods; breeding, high-yield varieties, tobacco apomixis, heterosis, varieties, yield, cost-effectiveness.*

Постановка проблеми. Сортовим рослинним ресурсам належить особлива роль в економічному та соціальному розвитку України. Основним напрямком останніх селекційних експериментів є створення високоврожайних та високоякісних сортів тютюну з оптимальним вегетаційним періодом. Відповідно до висновків науковців, протягом найближчих років весь світовий приріст виробництва продукції рослинництва буде досягнуто за рахунок селекції, тобто нових сортів, їхніх корисних властивостей та якісних показників. Низка нових сортів різних культур, створених вітчизняною селекцією, різняться найперше за морфологічними ознаками, біологічними властивостями, ступенем інтенсивності, якісними показниками, різним адаптивним рівнем стійкості до несприятливих факторів зовнішнього середовища тощо. Тютюн (*Nicotiana tabacum L.*) є однією з найважливіших комерційних рослинних культур у світі та відіграє помітну роль у розвитку національної економіки. Селекція з метою поліпшення стабільності високоякісного врожаю тютюну та стійкості до хвороб в останні роки набула особливої актуальності у зв'язку з мінливістю кліматичних умов. Значний прогрес досягнуто у вивченні гетерозису зернових культур, таких як рис і кукурудза. Детально описані в літературі гібридні системи виробництва (лінії цитоплазматичної чоловічої стерильності, лінії самосумісності), а також молекулярно-біологічні методи (редагування генів, трансгенез і нестатеве розмноження). Отже, методи та стратегії, запропоновані для вивчення генетичних механізмів гетерозису, можуть бути адаптовані для селекції високопродуктивних сортів тютюну. Наприклад, дослідження трансгенних ліній рослин тютюну продемонструвало, що підвищена РНКазна активність в апопласті зумовлює підвищення стійкості до вірусу тютюнової мозаїки, що свідчить про нову функцію s-подібних рибонуклеаз, спряжену з участю в системі неспецифічного захисту від вірусів [8].

Як відомо, трансгенні форми дають унікальні можливості для виявлення функцій окремих генів, міжгенних взаємодій і в підсумку – для реконструкції складних генних ансамблів, які контролюють формування морфологічних, біохімічних та фізіологічних характеристик рослин, механізми адаптації до мінливих умов навколишнього середовища.

Стрімкий розвиток технології редагування генів, системи стерильного редагування генів і системи MiMe (Cas9), впровадження нових біотехнологічних підходів сприятиме розвитку гібридного виробництва насіння [28]. Знання здатності до комбінування під час вибору батьківських ліній дає корисну підказку для створення високопродуктивних гібридів. Тому необхідно оцінювати генетичні можливості батьківських ліній у гібридній комбінації шляхом систематичних досліджень. Зауважимо, що молекулярні основи гетерозису є недостатньо вивченими. Хоча різні класичні моделі (домінування, наддомінування, епістаз) все ще актуальні, останні дослідження з епігеноміки, транскриптомної, протеомної, метаболічної і циркадних моделей демонструють нові ідеї. Мультигенні моделі запропоновані в якості основи для комплементации алельної та генної варіації

експресії, яка є основним ймовірним фактором, що сприяє гетерозису. Наведено переконливі докази ролі взаємодії алелей різних батьківських генів у перепрограмуванні генів, що контролюють стресостійкість, адаптованість і ріст гібридів загалом. Більшість епігенетичних досліджень обмежена *Arabidopsis thaliana* і *Zea mays*, проте ці дослідження на різних культурах, зокрема *Nicotiana tabacum* L., забезпечать вивіреною інформацією про роль епігенетичних механізмів у визначенні гетерозису. Зауважимо, що жодна з моделей окремо не здатна пояснити гетерозис, що свідчить про обмеження індивідуальної моделі. Отже, задля поліпшення технічних показників та продуктивності тютюнової сировини в селекційній практиці фундаментальне значення має вивчення мінливості та успадкування цінних господарських ознак під час гібридизації. Полігенами обумовлені господарсько-цінні ознаки культурних рослин. Достеменно відомо, що під час створення культурних сортів із певним набором ознак для селекції успіх гібридизації значною мірою залежить від підбору батьківських форм та наявності достатньої кількості селекційного матеріалу, що характеризується значною генетичною мінливістю досліджуваних ознак.

Для збільшення генетичного різноманіття батьківських форм в селекційній практиці часто використовують мутагенез. Потенціал продуктивності та його збільшення найперше пов'язують зі збільшенням ефективності фотосинтезу тютюну та застосуванням гетерозисного ефекту. Відомо, що гетерозисні гібриди мають вищу продуктивність (на 30-40%) порівняно із сортами традиційної селекції. Такі гібриди більш адаптовані до біотичних та абіотичних стресів і дають стабільний урожай. Позитивна роль апоміксису полягає в тому, що він відкриває можливості задля сталого збереження гетерозиготності та пов'язаної з нею гібридної сили протягом багатьох поколінь.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Ще у 1763 р. німецький вчений Koelreuter першим представив конкретні докази того, що ріст гібридного тютюну достеменно вирізняється неабиякою швидкістю на противагу його батьківським лініям [25]. Вперше у світовій науці ним було запропоновано роз'яснення поняття «гібридна сила» та отримані міжвидові гібриди тютюну [28]. На початку ХХ століття у створеному відділі генетики і селекції Нікитського ботанічного саду активно вивчалася культура тютюну спочатку на базі зарубіжних сортів, насіння яких отримували з країн Північної і Південної Америки, Туреччини. Пізніше внаслідок проведених співробітниками НБС низки дослідів віддаленої гібридизації, поліплоїдії, експериментального мутагенезу були отримані посухостійкі вітчизняні сорти (Дюбек Нікитський 44, Американ 572 та інші), що дозволило створювати тютюнові плантації на півдні тогочасної УРСР [7]. Продовжувалися дослідження цитологічних особливостей одержаних гібридів та сортів, їхні каріо- та фенотипи, взаємозв'язок цих ознак. Варто зазначити фундаментальну роль у вітчизняній селекції тютюну праць М.Ф. Терновського. Науковцем були отримані поліплоїдні форми та радіаційні мутанти тютюну [11; 12]. П.М. Нерсисян, Ж.Г. Саакян зазначали, що, хоча теорія сприятливих домінуючих факторів порівняно з теорією наддомінування є більш доречною стосовно збереження ефекту гетерозису в наступних поколіннях гібридів, але в сучасному її розумінні вона не в змозі висвітлити повною мірою всі сторони цієї дилеми [9]. На думку авторів, для прояву гетерозису не всі домінантні гени є сприятливими, а також не варто відкидати роль рецесивних генів. Тобто в конкретних випадках корисними (в сенсі забезпечення гетерозису) є ознаки, що контролюються не домінантними, а сприятливими рецесивними генами [9]. За схрещування сортів, певна частка рівня сили яких знаходиться під

контролем рецесивних генів, внаслідок взаємного пригнічення сприятливих рецесивів несприятливими домінантами в F_1 має місце негативна трансгресія. Якщо ж схрещуються сорти, які разом із сприятливими рецесивами мають властивості сприятливих домінантів, нащадки будуть гетерозисними. На думку авторів, це уявлення про природу гетерозису відповідає повною мірою результатам досліджень про спадкування кількості листків тютюну. Отримані результати дозволяють стверджувати, що кількість листків як складна ознака контролюється двома групами незчеплених генів. При цьому гени однієї групи визначають тривалість вегетаційного періоду, іншої – частоту закладки листків. Отже, задля отримання сприятливої трансгресії за кількістю листків підбір пар для гібридизації має здійснюватися на основі врахування тривалості вегетаційного періоду та інтенсивності формування листка [9]. Серед значної кількості науковців, які розкривають безмежний потенціал апоміксису та гетерозису в селекції високопродуктивних сортів тютюну, варто виділити Баранову Є. Г., Іваницького К. І., Сучкова В. І. [1], Кочетова А.В., Шумного [8], Гончарова Н.П. [6], Дюльгерського І., Діманова Д. [19], Декстер-Буна А., Льюїса Р. С. [16; 17], та інших. Найзначніші досягнення в галузі селекції тютюнництва та визначення стійкості сортів і гібридів тютюну до хвороб та шкідників належать в Україні науковцям Ю.Ф. Саричеву, І.М. Пашенко, О.І. Савіній, О.О. Матієга та ін [10].

Ідея закріплення гетерозису через апоміктичне розмноження належить М. С. Навашину та Г. Д. Карпеченку. Як зауважують автори, розмноження без статевого процесу дозволить підтримати генетично однорідні рослини через насінну фазу необмежено довго. Отже, якщо рослини із статевим типом розмноження перетворити в ті, які розмножуються шляхом апоміксису, селекційні технології істотно зміняться, тобто революціонізуються [6]. Проведене цитогенетичне дослідження апоміктів-диплоїдів за схрещування *N. tabacum* та *N. Alata*. внаслідок чого Ю. Ф. Саричевим встановлено, що основою інтродукованого диплоїдного апоміксису є псевдогамія. Спермії *N. alata* беруть безпосередню участь в індукції апоміксису. Автор відмітив перспективну можливість апоміктичного індукування задля стійкого апоміктичного розмноження. Методичний супровід та значну пошукову роботу з підтвердження практичного застосування апоміксису та його ідентифікації здійснила О. І. Савіна [4; 10]. Важливим досягненням є розробка польового та лабораторного методів ідентифікації наявності апоміксису в гібридів. Серед фундаментальних надбань варто відмітити роль польового методу ідентифікації явища апоміксису, який полягає в кастрації квіток і подальшому відведенні їх під ізолятор для одержання насіння апоміктів [4; 10].

Отримані Л.П. Лобановою результати свідчать про можливість експериментально збільшити утворений зародковий мішок із додатковими яйцеклітинами та полярними ядрами, моделюючи умови вирощування. Оскільки зародковий мішок із додатковими гаметами слугує основою для апоміксису, поліембріонії та зміни плідності зародка й ендосперму, праці з експериментально індукованої полігаметії є нині досить цікавими.

Внаслідок оцінки врожаю листя тютюну було виявлено, що ABD101xGT7 та GT9xGT7 є найперспективнішими щодо використання гетерозису для отримання бажаних сегрегантів задля розвитку генотипів [22]. Метааналіз ролі гетерозису в «геномній ері» здійснили Das A. K. та інші [23]. Дослідженню генетичного контролю природної партенокарпії у тютюні шляхом оцінки набору різноманітних матеріалів та обраних гібридів F_1 присвячені дослідження Dexter-Boone A. E. [16; 17]. Загальновідомо, що тютюн є модельним видом у біології рослин.

Більш глибоке розуміння генетичного контролю, вивчення експресії природної партенокарпії, на думку автора, може виявитися корисним для розробки інноваційних методів селекції, адже новий генетичний механізм може бути ідентифікованим та потенційно використаним на інших культурах. Використання інноваційних технологій в агрономії описала Л.В. Цаценко. Автор, наводячи численні приклади, запевняє, що метод культури *in vitro* ізольованих пиляків нині вважається єдиним способом закріпити цінний гетерозисний ефект гібридів 1-го покоління [13].

Г.Д. Бялковська й інші описують технологію вирощування та показники економічної ефективності нового перспективного сорту тютюну Берлей 46 з хорошою якістю сировини, значною стійкістю до абіотичних та біотичних факторів. Виявленню нових та рідкісних мікроознак у тютюну, скороченню селекційного процесу на 4–6 років сприяє застосування апоміксису, закріплення гетерозису у вигляді господарсько-цінного вихідного матеріалу, використання мутантів із комплексом цінних ознак [3]. Результати низки авторських експериментів свідчать, що новий перспективний сорт тютюну Берлей 46, занесений до Державного реєстру сортів рослин України у 2017 р., має істотні переваги над іншими сортами за біологічними та господарсько-цінними ознаками: стійкістю до хвороб, шкідників і стресових погодних умов, високою урожайністю та якістю сировини. Дослідники також підкреслюють, що основною перевагою нового сорту Берлей 46 над сортом-стандартом Берлей 38 є передусім висока врожайність (до 31,6 ц/га), товарна якість сировини (вихід вищих товарних сортів становить 90–95%) і вміст нікотину (2,01–2,13%) [3]. Використання методу міжсорткової гібридизації за схрещування стійких сортів тютюну з генами від різних диких видів роду *Nicotiana* (таких як *debneyi*, *goodspeedii*, *megalosiphon* та інших), із сприйнятливими сортами дозволить отримати нові гібриди, що характеризуються високою стійкістю до пероноспорозу. Для розробки методів кількісної оцінки донорських властивостей рекомендованими є діалельні схрещування з оцінкою F_1 і F_2 в польових умовах на природному інфекційному фоні в різні роки. Таким чином, варто здійснювати добір селекційного матеріалу з польовою стійкістю на природному фоні, виключаючи вірулентні лінії збудників, задля посилення полігенної стійкості. Міжвидову гібридизацію, як спосіб інтрогресії генетичних систем стійкості до хвороб, вивчає О.Г. Баранова та інші [1]. Авторами описані триплекси гібридів *N. tabacum* з амфідиплоїдами за участі диких видів *N. tomentosa*, *N. tomentosiformis*, *N. otophora*, *N. setchellii* (Синта-1, Синта-2, Синта-3, Синта-4), що відрізнялися значною потужністю та характеризувалися у другому та наступних поколіннях розщепленням із домінуванням ознак диких видів. Останнє, на думку авторів, є найпростішим шляхом використання ефекту гетерозису цих міжвидових гібридів [1]. Сучасна біоінформатика для аналізу значного масиву даних, технології нового покоління секвенування (NGS), такі як повногеномне секвенування ДНК і РНК з високим покриттям, а також інші сучасні інструменти досліджень сприяють швидшому накопиченню інформації для розшифрування генетичних особливостей апоміксису.

Постановка завдання. Ми погоджуємося із твердженням Г. Бялковської [3], що необхідність безперервного створення та впровадження нових сортів тютюну обумовлена дією низки чинників, передусім «старінням сорту, появою нових хвороб і шкідників, новими технологіями в переробній галузі, розширенням ареалу вирощування, підвищенням вимог споживачів до якості продукції» [3]. Українською дослідною станцією тютюнництва створено низку сортів, які, на превеликий жаль, уже не відповідають вимогам виробництва за продуктивністю та технологічною

якістю сировини, втративши свою конкурентоздатність на тютюновому ринку України та світу. Тому нині виникла гостра необхідність створювати нові сорти та гібриди тютюну з екологічною адаптивністю, стійкістю до хвороб та якісним хімічним складом, які характеризуватимуться цінними господарськими показниками. Ми вважаємо, що впровадження ефективних методів селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису та гетерозису лише сприятимуть оптимізації цих процесів.

Мета роботи – характеристика джерел господарсько-біологічних ознак задля використання в селекції, схем основних методів селекції вітчизняних сортів тютюну, а також апоміктних форм із метою закріплення гетерозису гібридів першого покоління за комплексом господарсько-цінних ознак.

Досягнення поставленої мети вбачали у ґрунтовному вивченні селекційно-генетичного потенціалу сортів тютюну різного еколого-географічного походження з урахуванням впливу ґрунтового-кліматичних факторів, отриманих під час використання польових і лабораторних методів селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису та гетерозису. Під час написання роботи використано метод наукового дослідження, аналіз науково-методичних джерел із питань селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису та гетерозису.

Виклад основного матеріалу дослідження. Одним із головних шляхів підвищення врожайності тютюну є створення та запровадження у виробництво нових сортів, а також розробка ефективної технології їх вирощування. В одному генотипі важливо поєднати високу продуктивність, стійкість до різних хвороб і хіміко-технологічні показники, властиві тим чи іншим сортотипам. У селекції тютюну використовують традиційні та нові селекційно-генетичні методи: внутрішньовидову та міжвидову гібридизацію, добір, цитоплазматичну чоловічу стерильність (ЦЧС), мутагенез, апоміксис, біотехнологію та інші. Основним методом виведення сортів тютюну нині є гібридизація, на її основі створено більшість сортів, впроваджених у виробництво. Отримання насіння гетерозисних гібридів, враховуючи аспекти витрат на працю та часу на гібридизацію, є вкрай обтяжливим. Але відкриття явища цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦМС) у багатьох сільськогосподарських культур, зокрема в тютюну, прискорили процес та забезпечили можливість отримання насіння гетерозисних гібридів. Здійснивши ґрунтовний аналіз наукових публікацій із цієї теми, ми не зустріли жодних заперечень щодо безсумнівної цінності індукованого диплоїдного аломіксису як ефективного методу селекції тютюну. Дослідження апоміктних форм тютюну за основними морфологічними ознаками виявили збереження гетерозису в наступних поколіннях і перспективи використання останніх задля прискорення селекційного процесу загалом.

Розроблення та впровадження високоврожайних сортів є базовою метою програм селекції рослин. Визначення батьківських комбінацій має певні труднощі, але надалі ці комбінації даватимуть високу частоту поліпшених похідних ліній. Висловлено припущення, що вимірювання гетерозису за врожайністю в ранніх поколіннях може слугувати прогностичним фактором потенціалу перехресної комбінації для отримання трансгресивних сегрегатів або ліній на противагу батьківським формам. Аналіз гетерозису може слугувати основою для перехресного відбору та підвищення ефективності програми селекції рослин. Використання статистичних методів дозволяє здійснювати оцінку впливу генів та навколишнього середовища на фенотиповий прояв ознаки, забезпечуючи краще розуміння генетичної основи мінливості та ефективно її використання в селекційній роботі із створення високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису та гетерозису.

Для з'ясування генетичної цінності батьківських сортів як компонентів для схрещування, передбачення розщеплення та появи потрібних рекомбінантів доцільно застосовувати метод діалельного аналізу. Цей метод дозволяє отримати інформацію про тип дії генів, встановити розподіл домінантних та рецесивних алелей у батьків, оцінити загальну і специфічну комбінаційні властивості. Залежно від умов дії зовнішніх чинників окремих сортів може запускати в генетичну систему як домінантні, так і рецесивні гени, що визначають ознаку. Зауважимо, що гени можуть «працювати» також адитивно, вступати в епістатичні взаємодії у гібридних комбінаціях. Дослідження спадкування морфологічних ознак фертильними гібридами різних типів демонструє неповну картину отриманого матеріалу, тому доцільно аналізувати їх і за біологічними властивостями, зокрема за врожайністю.

Гетерозис – це складне біогенетичне явище, спричинене поєднанням багатьох факторів, що виявляється у продуктивності гібридних нащадків. Класичні гіпотези аналізу генетичних механізмів гетерозису ґрунтуються на гіпотезах домінування та надомінування, наведених нами в літературному огляді; вони базуються на алельних взаємодіях та епістазі (неалельна взаємодія генів). Завдяки досягненням молекулярної біотехнології на рівні геному, транскриптому, протеому та епігеному дослідження гетерозису досягло значного прогресу. У статті представлено загальний огляд літератури про генетичну та епігенетичну регуляцію гетерозису в тютюну. Нами узагальнено гіпотези, які намагаються пояснити механізми генетичної регуляції гетерозису, та проведений аналіз досліджень різних авторів, що стосувалися, наприклад, кількісних ефектів локусу ознак та дії генів, пов'язаних із гетерозисом, на основі аналізу їхньої диференційної експресії у тютюну.

Для наступних обговорень нами пропонуються питання, пов'язані з врожайністю та гетерозисом. Зрозуміло, що класична генетична гіпотеза гетерозису не в змозі пояснити всіх її механізмів. У літературі є описи щодо взаємодії сайтів QTL та внесків різних ефектів QTL у гетерозис. Епігенетичні модифікації відіграють фундаментальну роль у формуванні фенотипів рослин, регулюючи транскрипцію генів та їхню експресію. Рекомбінація генетичної інформації, одержаної від батьків, зумовлює виникнення нових комбінацій епігенетичних модифікацій у поколінні F_1 . Епігенетичні модифікації здатні побічно впливати на виникнення гетерозису в F_1 , регулюючи експресію генів. Із бурхливим розвитком технології секвенування геномів ідентифікація локусів генів, можливо пов'язаних із гетерозисом, відбувається за допомогою дослідження генних асоціацій, що закладає основу для вивчення фенотипових відмінностей. Гетерозис врожаю та біомаси у гібридів F_1 може відбуватися через змінені схеми експресії генів, що контролюють такі біологічні функції, як фіксація вуглецю, метаболізм глюкози та циркадний ритм. Різні молекулярні маркери, такі як прості повтори послідовностей (SSR), проміжні прості повтори послідовностей (ISSRs), ампліфіковані поліморфізми довжини фрагментів (AFLP), випадкові ампліфіковані поліморфні ДНК (RAPD) та ампліфіковані поліморфізми, пов'язані з послідовністю (SRAPS), слугують молекулярною основою для побудови генетичних карт цінних ознак.

Важливою метою отримання високоврожайного гібридного насіння є забезпечення постійного гетерозису. Для ідентифікації генних локусів, які контролюють певні ознаки в популяції, поєднуючи фенотипи з генотипами, використовують метод GWAS. Завдяки унікальному гетерозисному фенотипу та його генетичним джерелам генетична популяція може складатися з різних популяцій. Сегрегована популяція F_2 вважається найкращою популяцією для вивчення гетерозису. Така популяція має не тільки частку ліній з гетерозиготними та гомозиготними

генотипами, але й комбінації алелей, що розподіляються рівномірно на кожному сайті. Де Вісенте та Танклі випадково поєднали популяцію RIL, отриману шляхом схрещування F_1 , задля отримання нової популяції, яка не тільки зберегла генотип популяції RIL, але й відтворила популяцію F_2 (тому її називають популяцією IF_2). Також існують різноманітні популяції F_1 , IL, BILF₁, та SSSL, які можна використовувати для дослідження гетерозису. Ми погоджуємося з дослідниками стосовно того, що за винятком досліджень з *Solanum lycopersicum L.* відсутні відповідні дослідження гетерозису з використанням цих популяцій, які могли б слугувати довідковою базою для проведення досліджень гетерозису на інших рослинах, зокрема *N. tabacum*. Адже, розуміння механізмів гетерозису допомагає селекціонерам вдосконалити сучасні сорти тютюну та створювати нові. Завдяки гібридному виробництву насіння можна використати технології сумісності та лінії ЦЧС для підтримки гібридної лінії F_1 . Крім того, деякі рослинні гормони або хімічні реагенти можуть використовуватися для регулювання статі рослин. Варто зауважити, що екзогенна регуляція не є повністю ефективною, вона може вплинути на чистоту гібридного насіння.

І. Дюльгерським та Д. Дімановим проведено спостереження та вимірювання довжини й ширини 7-8 та 13-14 листків 50 рослин кожної комбінації. Результати авторського експерименту демонструють, що ефект гетерозису найкраще проявляється за ширини 7-8 листків [19]. Гетерозис ширини листя більш виражений, ніж довжини. Це стосується також розміру листя: гетерозис краще помітний у нижній, ніж у верхній зоні положення стебла для збору врожаю. Отже, гетерозис є надійним методом для збільшення ширини листя в нижній зоні відбору.

У більшості перехреснозапильних організмів на ефект гетерозису позитивно впливає генетична відстань між батьківськими лініями, що гібридизуються. Для оцінки ефективності досліджуваного явища варто розрахувати вибіркове середнє арифметичне (x). Автори рекомендують визначати також гіпотетичний та реальний гетерозис за Омаровим (1975). Ми погоджуємося з авторами щодо важливості ознаки ширина листків виділених гібридних форм. Тому нами також проведено детальну оцінку прояву цієї ознаки в експериментальних гібридів. Закріплення ефекту гетерозису в апоміктів покоління A_1 за шириною листків висвітлено в нашій статті «Методологічне удосконалення застосування апоміксису в селекції тютюну» [4]. Науковці досліджували популяції P_1 , P_2 і F_1 , що виникли внаслідок десяти перехресних запиленнь місцевих та інтродукованих сортів тютюну Берлі. Що стосується довжини 7-8 листків, то в усіх досліджених комбінаціях значення реального гетерозису є трохи нижчим за значення гіпотетичного, хоча більш важливими для практики є значення реального гетерозису. Що стосується ширини індексу 7-8 листків, то в дев'яти із десяти гібридних комбінацій F_1 відмічено значний гетерозис. Чотири перехресні запилення свідчать, що можливий гетерозис більше 10%; переважно це було виражено в гібрида 1563. Гібрид 1555 демонстрував найвищі значення вираженого гіпотетичного та реального гетерозису щодо довжини листя, а також ширини 13-14 листків. Гетерозис ширини листків більш виражений, ніж їхньої довжини. Ефект гетерозису можна також прослідкувати в разі перехресного запилення, де в якості батьківської лінії для гібридизації взятий сорт Берлі [19].

Цитоплазматична чоловіча стерильність *Nicotiana*, отримана завдяки міжвидовим схрещуванням, дозволяє повніше використовувати явище гетерозису в селекційній практиці. Для практичного використання ЦЧС тютюну необхідно знати, який вплив чинить дикий вид на господарсько-цінні ознаки гібридів, отриманих на їхній основі, бо в одних випадках він позитивний, а в інших – негативний.

Під час гетерозисної селекції, що ґрунтується на цитоплазматичній чоловічій стерильності тютюну, важливим показником є насіннева продуктивність. Потенційними ефективними наслідками апоміксису є: негайна фіксація гетерозиготних генотипів, зокрема отриманих шляхом схрещувань, яка дозволяє оцінити рослину і відкриває можливості для нових стратегій і методів селекції культур, що розмножуються статевим і вегетативним шляхом; розмноження гібридного насіння безпосередньо фермером без необхідності постійної його закупівлі; усунення або зменшення захворюваності завдяки розширенню регіонів вирощування; усунення втрат врожаю, спричинених дією добрив чи несприятливих умов довкілля; значне збільшення врожайності культури; підвищення продуктивності місцевих адаптованих сортів без шкоди для агрономічних ознак у неавтономних апоміктів. Цей список можливих наслідків настільки вражаючий і настільки всеосяжний, що апоміксис цілком може стати найбільш вдалим шляхом реалізації ефективні методів селекції високопродуктивних сортів тютюну. Введення апоміксису в цільовий вид може бути досягнуто двома можливими механізмами: інтрогресією від апоміктичного родича або трансгенезом сконструйованої генетичної конструкції. Традиційні підходи розробки апоміктичних культур включають інтрогресію апоміктичних ознак. Нині розрізняють декілька типів апоміксису: апоспорію, адвентивну ембріонію, апогамію, партеногенез.

Результати оцінки кількості трансгенних копій за допомогою кількісної ПЛР та генотипування висвітлені у статті «Zhang Z., et al. Haploidy in tobacco induced by PsASGR-BBML transgenes via parthenogenesis». Застосування апоміксису в селекції тютюну сприяє скороченню селекційного процесу, закріпленню гетерозису, виявленню нових і рідкісних мікроознак тютюну, а також безпосередньому використанню мутантів із комплексом цінних ознак у вигляді господарсько-цінного вихідного матеріалу [21]. Виділяють дві основні стратегії вивчення молекулярно-генетичної регуляції апоміксису: 1) ідентифікація і характеристика генів, відповідальних за його прояв у природних апоміктів; 2) спроба індукувати його ознаки в рослин, що у природі розмножуються тільки статевим шляхом, за допомогою нокауту або експресії певних генів [2]. Під час створення нових сортів селекційний процес скорочується на 4–6 років, закріплюючи адаптивні ознаки високої стійкості проти хвороб. Під час добору апоміксис сприяє виділенню і закріпленню кращих рослин, тобто відкривається шлях комбінативної мінливості на основі часткового амфіміксису з наступним закріпленням гетерозиготних форм.

Апоміктичне розмноження та пов'язане з ним закріплення гетерозису вдосконалює методи селекції із підвищення якості та продуктивності тютюну. Останній є ідеальною культурою для такого розмноження внаслідок перехресного запилення та присутності факультативного регулярного апоміксису, який індукується шляхом одноразового схрещування ефективних гібридів першого покоління *N. alata*. Культурний тютюн (*Nicotiana tabacum* L.) є класичним амфідиплоїдом; гібриди між цим видом і близькоспорідненими диплоїдними родичами *Nicotiana* часто виявляють гетеротичні ефекти щодо швидкості росту та врожайності [4]. Нами проведено дослідження, основною метою якого є розкриття переваг застосування апоміксису як методу селекції щодо скорочення процесу створення сортів, закріплення ефекту гетерозису, підвищення насінневої продуктивності пізньостиглих сортів. Відпрацювання методологічних підходів щодо ефективного використання апоміксису як методу скорочення селекційного процесу та закріплення ефекту гетерозису дозволило нам удосконалити схеми скорочення селекційного процесу. Авторська розробка висвітлена в численних публікаціях [4].

Отже, метод апоміксису є цінним теоретичним та практичним надбанням сучасної науки, дозволяє вирішити низку практичних питань, які виникають під час селекції тютюну. Серед цінних доробок варто зазначити роль польового методу ідентифікації явища апоміксису, який заслуговує на подальше вдосконалення та практичне застосування. Для того, щоб ідентифікувати відібрані для селекційної роботи гаплоїдні саджанці тютюну, Z. Zhang та інші рекомендують аналізувати останні за допомогою проточної цитометрії на стадії 4-х листків [21]. Авторами проведено дослідження оцінки комбінаційної здатності за ознакою врожайності листків тютюну з використанням конструкції діалельного схрещування 6x6 за участі тридцяти гібридів і шести батьківських ліній тютюну FCV. Апробація свідчила, що серед тридцяти гібридів у дев'яти з них продемонстровано значні позитивні ефекти SCA. Батьки та гібриди F₁ значно відрізнялися за ефектами GCA і SCA відповідно. Лише два схрещування продемонстрували значний негативний ефект SCA. Аналогічні спостереження за ефектами GCA і SCA зареєстровані ще у 1976 році Дубеєм, Рамачандра, у 2015 році – Катба та іншими.

Кількість листя на рослині є однією з важливих діагностичних ознак підвищення врожайності тютюну FCV. Найвищі позитивні ефекти SCA спостерігалися за схрещування 2x4, за якими слідували 1x3, 6x1, 1x4 і 1x5. Встановлено, що ці гібриди можуть бути рекомендованими для отримання більш високих врожайів листя тютюну FCV. Дослідження дисперсії комбінативної здатності показало, що неадитивна дія генів переважала для всіх вивчених ознак, поліпшених за допомогою повторюваних схем відбору або гетерозисної селекції. Вибрані батьківські лінії із бажаним ефектом комбінативної здатності можуть використовуватися в декількох схемах схрещування для рекомбінації різних компонентів продуктивності [27]. Отже, важливим кроком є перевірка функціональності генів, що походять від апоміктичних видів та сприяють апоміксису під час перенесення до видів, що відтворюються статевим шляхом.

Враховуючи амфіплоїдне походження, тютюн (*Nicotiana tabacum*; $2n = 4x = 48$) може надати альтернативний сценарій для перевірки функціональності гену PsASGR-BBML у дводольних видів, де ген буде експресуватися в ди-гаплоїдній яйцеклітині. Результати оригінального дослідження демонструють нам, що трансген PsASGR-BBML, регульований специфічними промоторами, дозволив тютюну утворювати гаплоїдних нащадків за допомогою партеногенезу, як це раніше спостерігалось в рису та кукурудзи. Водночас у деяких сортів тютюну зареєстровано виробництво гаплоїдів шляхом самозапилення з частотою приблизно 0,01%. Використання гомозиготної лінії тютюну, що несе GmEF1a:DsRed: NOS в якості донора пилку, може дозволити ідентифікувати партеногенетичні ембріони, які можна відрізнити від ембріонів, що розмножуються статевим шляхом, через відсутність у них флуоресценції dSRed батьківської ознаки.

Незважаючи на своє походження від однодольних видів, наголошено, що ген PsASGR-BBML функціонує у дводольних видів, індуючи вироблення гаплоїдів у тютюну. Подальше дослідження генетичної мережі та взаємодії білків із транскрипційним фактором PsASGR-BBML може виявити відсутність моноспецифічних ко-факторів або наявність супресорів, які заважають повному потенціалу гена PsASGR-BBML для сприяння партеногенезу [21]. На підставі отриманих Л. Н. Каргіною даних, однією з перспективних мутацій є фасціація стебла тютюну, що зумовлює його ущільнення та значне збільшення кількості листя на рослині. Подібна спонтанна мутація спостерігалася на посівах тютюну двох різних сортів: Дюбек передгірний та Д. багатолістий. Дослідження нащадків багатолістих

форм, характер розщеплення ознаки та отримання константних багатолістих ліній і ліній із фасціацією тривають донині. Для отримання константних ліній використовується метод стимулятивного апоміксису. Таким чином, вивчення апоміксічних форм тютюну за основними морфологічними ознаками свідчить, що гібриди зберігають гетерозис у наступних поколіннях і можуть широко застосовуватися в селекційному процесі, прискорюючи його.

Охарактеризовано використання гетерозису для підтримки компонентів врожаю *Nicotiana tabacum* L. Унаслідок дослідження виявлена суттєва різниця між батьківськими лініями та гібридами. Гібрид GT 7хABD101 продемонстрував значний та позитивний стандартний гетерозис за показниками врожайності листків, кількості листків на рослині, висоті рослини, довжині та ширині листків, Інший гібрид GT7 також продемонстрував значний позитивний стандартний гетерозис згідно з аналізованими ознаками врожайності листків, висотою рослини, довжиною ширини листків та іншими якісними характеристиками. Обидва гібриди можуть бути рекомендовані для поліпшення селекції високопродуктивних сортів тютюну [26]. Звертає на себе увагу праця Abigail Dexter-Boone, Ramsey S. Lewis, в якій автори наголошують на тому, що гетерозис може бути стратегічним способом підвищення врожайності тютюну (*Nicotiana tabacum* L.). Грунтуючись на аналізі 14-батьківського діалелю, виявили, що середній рівень гетерозису середнього віку F_1 становить 10,3%, що значно вище, ніж попередні оцінки 1960-х років [17]. Тринадцять з дев'яноста одного досліджуваних гібридів значно домінували за показниками врожайності на противагу батьківським лініям. Гетерозис також може бути показником чудової алейної комплементарії батьківських ліній, що, в принципі, може бути зафіксовано в похідних інбредних ліній. Порівняння родини $F_{3:4}$ виявило позитивні кореляції між гетерозисом F_1 і бажаною трансгресивною сегрегацією [17]. Схрещування *N. tabacum* та синтетичного тютюну 4х (*N. Sylvestris* × *N.otophora*) або 4х (*N. sylvestris* × *N. tomentosiformis*) можуть надати сприятливу основу для інтрогресії у масштабах усього геному від диплоїдних родичів та дозволяють підвищити потенціал використання гібридів із високим ефектом гетерозису. Генотипування мікросателітних маркерів популяції F_2 , отриманої унаслідок схрещування K326х [4х (*N. sylvestris* × *N.otophora*)], було проведено для попереднього вивчення відносної важливості різних типів дії генів на гетерозис у вихідному міжвидовому схрещуванні. Результати продемонстрували роль як часткового домінування, так і надмірного домінування [20]. Досліджено шість сортів турецького тютюну та їхні 15 гібридів F_1 , за винятком реципрокних. Останні були оцінені за п'ятьма агрономічними та чотирма хімічними ознаками [27]. Середня врожайність гібридів була на 15,2% вище, ніж у батьківських ліній [24].

Світовий та вітчизняний селекційний досвід наочно демонструє, що використання апоміксису та гетерозису є економічно ефективними прийомами збільшення продуктивності рослин. Науковці підтверджують використання гетерозису F_1 як предиктора селекційних схрещувань з підвищеним потенціалом бажаних результатів. Кілька похідних родин $F_{3:4}$ продемонстрували врожайність значно кращу, ніж у відповідних гетеротичних гібридів F_1 , це вказує на можливість фіксації ефекту гетерозису в інбредних лініях. Прогресивний гетерозис, спричинений дозуванням у поліплоїдних гібридах, також є важливим складником генетичних механізмів гетерозису. Поліплоїдні системи дозволяють проводити експерименти, неможливі в диплоїдних системах. Однак поліплоїди мають гетерозиготні геноми та складні генетичні структури, причому неможливо оцінити їхні фенотипи

та генетичні структури, використовуючи диплоїдні критерії. Ця тема заслуговує на подальше дослідження.

Висновки і пропозиції. Проведене теоретичне дослідження дозволило сформулювати наступні висновки. Гетерозис – найбільше досягнення селекції рослин, біологічне явище, використання якого за створення гетерозисних гібридів F_1 дозволяє підняти врожайність на новий рівень – підвищити в середньому від 20 до 50% порівняно з вихідними сортами. Апоміксис привертає велику увагу дослідників завдяки потенційній цінності для сільського господарства. Впровадження його властивостей може стати предикатом «зеленої революції», адже завдяки апоміксису будь-яка гібридна ознака може бути зафіксована в наступних поколіннях, зберігаючи корисні гібридні властивості батьківських форм. Створення завдяки апоміксису клонального насіння збільшить фенотипову однорідність фермерських полів; останнє відіграє неоціненну роль для ефективного збору та переробки високопродуктивних сортів тютюну. Дослідження молекулярних і генетичних основ регуляції апоміксису має важливе значення для розуміння його еволюційних перспектив, а також для впровадження елементів успішної селекції високопродуктивних сортів тютюну. Незважаючи на те, що апоміксис вже давно розглядається в якості однієї з ключових платформ для створення технологій поліпшення сортів тютюну, нині лише фрагментарні нечисленні дослідження описують, як відбувається генетична і молекулярна регуляція цієї важливої ознаки. Ми вважаємо, що ця тема заслуговує на подальше ґрунтовне вивчення. Вирішення низки вищезазначених питань можливе завдяки впровадженню дієвих методів селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису та гетерозису. Виявлення нових та рідкісних мікроознак, безпосереднє використання мутантів із набором цінних ознак у вигляді господарсько-цінного вихідного матеріалу, скорочення селекційного процесу та закріплення гетерозису можливе завдяки організованій селекції високопродуктивних сортів тютюну шляхом апоміксису.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Баранова Е. Г. Иваницкий К. И., Сучков В. И. Межвидовая гибридизация как способ интрогрессии генетических систем устойчивости к болезням. *Инновационные исследования и разработки для научного обеспечения производства и хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции*. 2015. С. 79–83.
2. Брюхин В. Б. Молекулярно-генетическая регуляция апомиксиса. *Генетика*. 2017. Вып. 53(9). С. 1001–1024.
3. Бялковська Г., Юречко А., Вельган Є., Пашенко, В. Новий перспективний сорт тютюну української селекції – Берлей 46. *Вісник аграрної науки*. 2020. Т. 98. № 5. С. 41–47.
4. Глюдзик М. Ю., Матієга О. О., Савіна О. І. Методологічне удосконалення застосування апоміксису у селекції тютюну. *Генетичні ресурси рослин*. 2014. № 15. С. 105–112.
5. Головаш Л. М., Роговий О. Ю., Павлик С. А. Екологічне вивчення нових сортів та гібридів сільськогосподарських культур на Устимівській дослідній станції рослинництва. *Збірник наукових праць Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*. 2012. № 14. С. 415–419.
6. Гончаров Н.П. Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений; отв. ред. В.К. Шумный ; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т цитологии и генетики ; Рос. акад. сельскохозяйственных наук, Сиб. отд-ние, Сиб. НИИ растениеводства и селекции ; Том. гос. ун-т, Биол. ин-т. изд. 2-е, перераб. и доп. Новосибирск : Академическое изд-во "Гео", 2009. 427 с.

7. Каргина Л. Н. Изменчивость селекционных признаков табака. *Бюллетень Никитского ботанического сада*. 2009. Вып. 99. С. 84–86.
8. Кочетов А.В., Шумный В.К. Трансгенные растения как генетические модели для изучения функций генов растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016. Вып. 20(4). С. 475–481. doi: 10.18699/VJ16.179
9. Нерсесян П. М., Саакян Ж. Г. Роль отбора в усилении трансгрессивной изменчивости в старших поколениях межсортовых гибридов табака. *Biological Journal of Armenia. Биологический журнал Армении*. 1970. Вып. 23(1). С. 26–33.
10. Савина Е. И., Глюдзык М. Ю., Шейдик К. А. Анализ проявления эффекта апомиксиса у а1. *Актуальные вопросы современной науки*. 2014. № 37. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/analiz-proyavleniya-effekta-apomiksisa-u-a1> (дата обращения: 07.07.2021).
11. Терновский М. Ф. Межвидовая гибридизация у *Nicotiana* – получение полиплоидных и гаплоидных растений. *Труды по прикл. бот., генет. и селекц. Сер. 2*. 1936. № 9. С. 125–130.
12. Терновский М.Ф., Миссюра М.Т. Рентгеномутанты табака. *Сборник работ по селекции, генетике и семеноведению табака и махорки*. 1936. Т. 2, Вып. 132. С. 150–195.
13. Цаценко Л. В. Инновационные технологии в агрономии: селекция и семеноводство : учеб. пособие. Краснодар : КубГАУ, 2020. 88 с.
14. Шевченко С.В. Цитолого-эмбриологические исследования в Никитском ботаническом саду. *Бюллетень ГНБС*. 2010. №100. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/tsitologo-embriologicheskie-issledovaniya-v-nikitskom-botanicheskom-sadu> (дата обращения: 07.07.2021).
15. Юдакова О.И. Системы репродукции растений. Апомиксис: учеб. пособие. Саратов, 2017. 48 с.
16. Dexter-Boone A. E. Investigating Heterosis and the Genetic Control of Parthenocarpy in Tobacco. North Carolina State University, 2018. <https://repository.lib.ncsu.edu/bitstream/handle/1840.20/35350/etd.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
17. Dexter-Boone A., Lewis R. S. Heterosis in Flue-Cured Tobacco and Its Utility in Predicting Transgressive Segregation within Derived Populations of Inbred Lines. *Crop Science*. 2019. Vol. 59. No. 3. P. 957–967.
18. Dhavala C. V., Papidandla U. M., Ullagaddi C., Thimmegowda G. C., Gandra S. V. Genetic Analysis and Trait Association in Multi-parent Advanced Generation Inter-Cross (MAGIC) F₂ Population of Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Notulae Scientiae Biologicae*. 2017. Vol. 9(3). P. 392–396.
19. Dyulgerski Y., Dimanov D. Study on heterosis behavior related to the leaves size by the tobacco of Burley variety group. *Acta Agriculturae Serbica*. 2012. No 17(34). P. 75–82.
20. Hancock W. G., Lewis R. S. Heterosis, transmission genetics, and selection for increased growth rate in a *N. tabacum* × synthetic tobacco cross. *Molecular breeding*. 2017. Vol. 37(4). P. 53.
21. Haploidy in tobacco induced by PsASGR-BBML transgenes via parthenogenesis / Z. Zhang et al. *Genes*. 2020. Vol. 11. No. 9. P. 1072.
22. Heterosis for cured leaf yield and its component traits in bidi tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). / H. K. Chaudhari et al. *Research in Environment and Life Sciences*. 2017. Vol. 10(7). P. 606–611.
23. Heterosis in Genomic Era: Advances in the Molecular Understanding and Techniques for Rapid Exploitation / A. K. Das, et al. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2021. T. 40. Vol. 3. P. 218–242.
24. Kara S. M., & Esendal E. Heterosis and combining ability analysis of some quantitative characters in Turkish tobacco. *Tobacco Research (India)*. 1995. URL: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=TR1999000071>
25. Koelreuter J. *Methods of Plant Breeding*; eds. Hayes, H. K. & Immer, F. R. & Smith, B. C. McGraw Hill Book Co. Inc., 1763.

26. Kuchhadiya G. V., Sisara H. C., Patel B. R., Patel D. K. Exploitation of heterosis for yield components and quality in bidi tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Trends in Biosciences*. 2016. Vol. 9(8). P. 509–514.

27. Megha Ganachari H. D. Mohan Kumar B.M. Dushyantha Kumar S. P. Nataraju, Ravindra H. Combining Ability Analysis for Cured Leaf Yield and its Component Traits in FCV (Flue-Cured Virginia) Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Int.J.Curr.Microbil.App.Sci*. 2019. Vol. 8(02). P. 2306–2313. doi: <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2019.802.269>

28. Yu D. et al. Molecular basis of heterosis and related breeding strategies reveal its importance in vegetable breeding. *Horticulture research*. 2021. Vol. 8. No. 1. P. 1–17.

УДК 633.811:631.5(477.43+477.85)

DOI <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2021.120.4>

ОПТИМІЗАЦІЯ ТЕХНОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ ВИРОЩУВАННЯ ШАВЛІЇ МУСКАТНОЇ В УМОВАХ ЛІСОСТЕПУ ЗАХІДНОГО

Грохольська Т.М. – аспірант,

Подільський державний аграрно-технічний університет

Хоміна В.Я. – д.с.-г.н., доцент, завідувач кафедри садівництва і виноградарства, землеробства та ґрунтознавства,

Подільський державний аграрно-технічний університет

Стаття присвячена визначенню особливостей впливу технологічних факторів на урожайність суцвіть та умовний вихід ефірної олії із гектара посівної площі шавлії мускатної за вирощування в умовах Західного Лісостепу. Досліджено вплив строку сівби (осінній, весняний), норми висіву насіння (4, 6, 8, 10 кг/га) та року використання шавлії мускатної на продуктивність рослин. Дослідженням встановлено доцільність вирощування шавлії мускатної в умовах Західного Лісостепу, оскільки урожайність суцвіть у перший рік вегетації становила 2,8–7,8 т/га, у другий – 5,7–12,8 т/га. Експериментально встановлено, що серед двох досліджуваних строків сівби більш ефективним виявився осінній (листопад). Використання різних норм висіву насіння показало, що оптимальні показники врожайності отримано за норми висіву 8 кг/га; на цих варіантах урожайність за весняного строку сівби перевищила контроль (норма висіву 6 кг/га) у перший рік використання шавлії на 1–3,7 т/га, у другий – на 5,4–8,7 т/га. Оптимальну урожайність суцвіть шавлії мускатної отримано в разі осіннього строку сівби нормою висіву насіння 8 кг/га (цей показник у перший рік використання посіву становив у середньому за роки дослідження 7,4 т/га, у другий рік – 12,5 т/га). Показник урожайності шавлії другого року використання значно перевищив аналогічний показник першого року вирощування рослин; децю більш урожайним виявився 2019 рік. Визначено умовний збір ефірної олії із гектара посівів, який коливався в межах 2,24–10,81 кг/га залежно від досліджуваних факторів, року дослідження та року використання культури. Отже, максимальний умовний збір ефірної олії відмічено на варіантах осіннього строку сівби нормою висіву насіння 8 кг/га. За роками дослідження цей показник склав 5,6–6,24 кг/га на першому році вегетації рослин і 10,36–10,81 кг/га – на другому році.

Ключові слова: шавлія мускатна, строк сівби, норма висіву насіння, рік вегетації, урожайність, збір ефірної олії.

Hrokholska T.M., Khomina V.Ya. Optimization of technological factors in the growing of clary sage under the conditions of the Western Forest-Steppe

The article is devoted to the establishment of the influence of technological factors on the yield of inflorescences and the conditional yield of essential oil from the hectare area of clary sage grown in the Western Forest-Steppe. The impact of sowing time (autumn, spring), rates of sowing